Journal of Plant Protection
Vol. 34, No. 1, Spring 2020, P. 99-111

نشریه حفاظت گیاهان (علوم و صنایع کشاورزی)
جلد ۳۴، شماره ۱، بهار ۱۳۹۹، ص. ۱۱۱-۹۹

مقاله علمی-پژوهشی

مدل‌سازی زمان جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید (*Ammi majus* L.) در واکنش به دما

محمدرضا مرادی تلاوت[۱*]- سید عطااله سیادت[۲]- ابوالفضل درخشان[۳]- صمد صفرخانزاده[۴]

تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۰۵/۰۹
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۱۲/۰۵

چکیده

مدل‌های مبتنی بر جمعیت، ابزارهای مفیدی برای توصیف رفتار جوانه‌زنی بذرها در پاسخ به دما هستند. در این مطالعه، دقت پیش‌بینی رهیافت‌های مختلف زمان‌گرمایی جهت مدل‌سازی دوره‌های زمانی پیشرفت جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید در واکنش به دما ارزیابی شد. آزمون جوانه‌زنی در هشت دمای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲ و ۳۶ درجه سانتی‌گراد انجام شد. مقادیر RMSE و AIC نشان داد که وقتی T_b (دمای پایه) و θ_{Tm} (نیاز زمان‌گرمایی برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بیشتر از بهینه (T_o)) برای کل جمعیت بذری ثابت بود و توزیع نرمال برای توصیف تنوع $\theta_{T(g)}$ (نیاز زمان‌گرمایی برای تکمیل جوانه‌زنی هر کسر بذری معین در دماهای بین T_b و T_o) و $T_{m(g)}$ (دمای بیشینه (T_m) برای بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی کسر معین g-1 در دماهای بین T_o و T_m) بکار رفت، مدل برازش دقیق‌تری به داده‌ها ارائه داد. بر اساس این رویکرد، T_b و θ_{Tm} برای این گیاه به‌ترتیب معادل ۱/۰۶ درجه سانتی‌گراد و ۱۱۵۵/۴۱ درجه سانتی‌گراد ساعت برآورد شد. مقادیر θ_T و T_m برای کسر ۵۰ درصد ($\theta_{T(50)}$ و $T_{m(50)}$) به‌ترتیب معادل ۲۷۰۸/۶۲ درجه سانتی‌گراد ساعت و ۳۴/۵۵ درجه سانتی‌گراد تعیین شد. مقدار T_o برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی ($T_{o(g)}$) ثابت نبود و برای کسر ۵۰ درصد ($T_{o(50)}$) معادل ۲۴/۵۱ درجه سانتی‌گراد به دست آمد. پارامترهای برآورد شده در این مطالعه می‌تواند برای ساخت مدل‌های پیش‌بینی کننده الگوی رویش علف‌هرز وایه گل‌سفید در مزرعه استفاده شود.

واژه‌های کلیدی: تابع توزیع تجمعی، توزیع تجمعی وارونه، توزیع نرمال، دمای بیشینه، دمای پایه

مقدمه

دما بعد از رطوبت اصلی‌ترین نیروی محرکه مؤثر بر جوانه‌زنی بذر است (۱). دماهای پایه (T_b)، بهینه (T_o) و بیشینه (T_m) دامنه‌ای از این عامل زیست‌محیطی را مشخص می‌کنند که در آن بذرهای یک گونه خاص قادر به جوانه‌زنی هستند (۸ و ۲۱). آستانه‌های بحرانی T_b و T_m دماهایی هستند که در زیر و بالای این دو بذرها قادر به جوانه‌زنی نیستند، درحالی‌که در T_o حداکثر درصد جوانه‌زنی در کوتاه‌ترین زمان ممکن به دست می‌آید (۲۵). گستره دمایی پاسخ جوانه‌زنی بذرها ممکن است به میزان خواب بذر بستگی داشته باشد (۹). همچنین، آستانه T_o برحسب سرعت جوانه‌زنی ممکن است متفاوت از T_o محاسبه شده برای درصد نهایی جوانه‌زنی باشد (۱۰، ۱۶ و ۲۰). علاوه بر این، T_o در برخی گونه‌ها ممکن است در میان کسرهای مختلف جوانه‌زنی با روند خاصی تغییر کند (۷، ۱۶ و ۲۴).

رویکردهای گوناگونی برای آنالیز کمی اثر دما بر پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان و برآورد آستانه‌های گرمایی برای این مرحله نموی استفاده شده است که به‌طور کلی به دو دسته طبقه‌بندی می‌شود: روش‌های مبتنی بر رگرسیون غیرخطی (۱۰، ۱۵ و ۲۱) و روش‌های مبتنی بر جمعیت (۵، ۸ و ۱۴). در روش‌های مبتنی بر رگرسیون غیرخطی، سرعت جوانه‌زنی (GR) در هر رژیم دمایی ابتدا برای یک کسر یا درصد معین g (یعنی GR_g) محاسبه می‌شود. سپس، پاسخ GR_g به دما به‌عنوان یک تابع غیرخطی توصیف خواهد شد. این رویکرد به‌طور گسترده‌ای برای تعیین دماهای کاردینال جوانه‌زنی بذر گیاهان زراعی (۱۳ و ۱۵) و علف‌های هرز (۱۰) استفاده شده است. بااین‌حال، این روش معایبی دارد که با برخی فرض‌های مدل زمان‌گرمایی در تناقض است. برای مثال، آستانه‌های بحرانی جوانه‌زنی در این روش بدون در نظر گرفتن درصد نهایی جوانه‌زنی در رژیم‌های دمایی گوناگون و تنها با برازش توابع غیرخطی به داده‌های GR در مقابل دما برآورد می‌شود. از طرفی، آستانه‌های T_b و T_m در این رویکرد از طریق برون‌یابی خط رگرسیونی در محل برخورد با محور x (یعنی متغیر مستقل دما) برآورد خواهند شد. به‌طور نمونه،

۱ و ۲- به‌ترتیب دانشیار و استاد گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان
(*- نویسنده مسئول: Email: moraditelavat@asnrukh.ac.ir)
۳ و ۴- به‌ترتیب دکتری و کارشناسی ارشد زراعت، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان

DOI: 10.22067/jpp.v34i1.81598

چنانچه تابع غیرخطی به داده‌های GR کسر ۵۰ درصد برازش داده شود ممکن است به دلیل آنکه T_m از طریق برون‌یابی تعیین می‌شود مقدار بزرگ‌تری از T_m واقعی که در آن ۵۰ درصد از حداکثر جوانه‌زنی (در تمام رژیم‌های دمایی نه یک دمای خاص) متوقف و ۵۰ درصد دیگر آن رخ خواهد داد (یعنی $T_{m(50)}$) را نشان دهد. عکس این مورد ممکن است در خصوص برآورد آستانه T_b صادق باشد. علاوه بر این، برآورد دماهای کاردینال با توابع غیرخطی به‌شدت به نوع تابع استفاده‌شده و پارامتر تعیین‌کننده شکل منحنی در آن بستگی دارد. برای مثال، قادری‌فر و همکاران (۱۳) با مقایسه توابع غیرخطی گوناگون آستانه T_b برای جوانه‌زنی بذر کدو تخم کاغذی (*Cucurbita pepo* L.) را بین ۳/۲۵- (تابع بتا) و ۸/۹۰ درجه سانتی‌گراد (تابع درجه سوم) و برای بذر براگو (*Borago officinalis* L.) بین ۶/۳۱- (تابع بتا) و ۶/۲۸ درجه سانتی‌گراد (تابع درجه دوم) برآورد کردند. به عبارتی در مطالعه ایشان برآورد T_b بسته به نوع تابع بین ۱۲-۱۰ واحد متغیر بود (۱۳). در مقابل، مدل‌های مبتنی بر جمعیت به همه داده‌های مربوط به پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در تمام رژیم‌های دمایی برازش داده می‌شود (نه به‌طور جداگانه) و آستانه‌های دمایی برای جوانه‌زنی با در نظر گرفتن هردوی سرعت و درصد نهایی جوانه‌زنی بذرها در تمام رژیم‌های دمایی برآورد می‌شود (۷، ۸، ۱۷ و ۲۰).

در برخی مدل‌های مبتنی بر جمعیت فرض می‌شود که GR_g با افزایش دما از T_b تا T_o به‌طور خطی افزایش و با افزایش بیشتر دما تا T_m به‌طور خطی کاهش می‌یابد (۸ و ۱۴). در این رویکرد، تنوع زمان جوانه‌زنی برای هر کسر g جمعیت بذری در دماهای بین T_b و T_o به‌عنوان پیامدی از تنوع مقادیر زمان‌گرمایی مورد نیاز برای تکمیل جوانه‌زنی آن کسر ($\theta_{T(g)}$) در نظر گرفته می‌شود. در این حالت، T_b برای کل جمعیت بذری ثابت فرض خواهد شد (۱ و ۲). در دماهای بیشتر از T_o، تنوع GR_g در میان کسرهای بذری از تنوع T_m در داخل جمعیت ($T_{m(g)}$) ناشی می‌شود، حال‌آنکه زمان‌گرمایی مورد نیاز برای تکمیل جوانه‌زنی همه بذرها (θ_{Tm}) ثابت فرض خواهد شد (۱ و ۲). بر مبنای این رویکرد، در دماهای بین T_b و T_o،

$$\theta_{T(g)} = (T - T_b)t_g \qquad (۱)$$

ازآنجاکه GR_g عکس زمان جوانه‌زنی کسر g جمعیت بذری (t_g) است، بنابراین:

$$GR_g = \frac{1}{t_g} = (T - T_b) / \theta_{T(g)} \qquad (۲)$$

در دماهای بیشتر از T_m،

$$\theta_{T_m} = (T_{m(g)} - T)t_g \qquad (۳)$$

ازاین‌رو

$$GR_g = \frac{1}{t_g} = (T_{m(g)} - T) / \theta_{T_m} \qquad (۴)$$

برای هر کسر g جمعیت بذری، رابطه بین GR و دما را می‌توان با دو خط توضیح داد. شیب این دو خط به‌عنوان $\theta_{T(g)}$ و θ_{Tm} و نقطه تقاطع آن‌ها به‌عنوان T_o تعریف می‌شود (۱). همچنین، دو نقطه‌ای که در آن GR_g صفر می‌شود به ترتیب معادل T_b و T_m کسر جوانه‌زنی g جمعیت (یعنی $T_{m(g)}$) هستند (۱ و ۲).

رویکرد مبتنی بر جمعیت به‌طور گسترده‌ای برای مدل‌سازی پاسخ جوانه‌زنی (۶، ۷ و ۱۷)، خواب بذر (۴ و ۶) و سبز شدن گیاهچه در مزرعه (۱۱ و ۱۲) استفاده‌شده است. بااین‌وجود، فرض‌های این رویکرد در مورد جوانه‌زنی بذر برخی گونه‌های گیاهی به‌ویژه علف‌های هرز صادق نیست. برای مثال، تنوع GR در میان کسرهای بذری علف‌هرز سنگ‌دانه (*Lithospermum arvense* L.) در دماهای کمتر و بیشتر از T_o به ترتیب به دلیل تنوع T_b و T_m در داخل این جمعیت بذری بود (۴). همچنین، تنوع زمان جوانه‌زنی میان کسرهای بذری گونه‌های چچم یک‌ساله (*Lolium multiflorum* Lam.) و چندساله (*Lolium perenne* L.) در دماهای بین T_b و T_o به دلیل تنوع T_b درون جمعیت‌های مطالعه شده بود (۲۲).

وایه گل‌سفید (*Ammi majus* L.) گیاهی یک‌ساله پاییزه متعلق به خانواده Apiaceae است. بذر این گیاه ماده‌ای بنام گزانتوتوکسین دارد که دارای خواص دارویی است. در حال حاضر، مطالعاتی بر روی این گیاه برای درمان و معالجه بیماری‌های سرطان و ایدز آغاز شده است (۱۹). وایه گل‌سفید در بیشتر مناطق ایران با آب و هوای گرم و معتدل انتشار دارد و به‌عنوان یکی از علف‌های هرز مهم مزارع گندم، جو و کلزا مطرح است. بااین‌حال، هیچ گزارشی در مورد آستانه‌های پاسخ جوانه‌زنی این گیاه به دما در منابع موجود نیست. بنابراین، در این مطالعه فرضیه‌های مدل زمان‌گرمایی (رویکرد مبتنی بر جمعیت) در مورد جوانه‌زنی بذر علف‌هرز وایه گل‌سفید (*Ammi majus* L.) آزمون و پس از انتخاب بهترین فرض‌ها، زمان جوانه‌زنی این گیاه در واکنش به دما مدل‌سازی شد.

گیاه وایه گل‌سفید به این دلیل انتخاب شد که هیچ گزارشی در مورد آستانه‌های پاسخ جوانه‌زنی این گونه به دما در منابع موجود نبود.

مواد و روش‌ها

آزمایش در سال ۱۳۹۶ در آزمایشگاه تکنولوژی بذر دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان اجرا شد. بذرهای علف‌هرز وایه گل‌سفید در بهار سال ۱۳۹۳ از حاشیه مزارع گندم شهر ملاثانی جمع‌آوری شد. بذرها در پاکت‌های کاغذی ذخیره و تا زمان شروع آزمایش در دمای اتاق نگهداری شد. در این مطالعه، پاسخ جوانه‌زنی بذر علف‌هرز وایه گل‌سفید به دماهای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸،

۳۲ و ۳۶ (۰/۲±) درجه سانتی‌گراد مورد ارزیابی قرار گرفت. این رژیم‌های دمایی هم دماهای کمتر و هم دماهای بیشتر از حد بهینه برای جوانه‌زنی این گونه را پوشش می‌داد. پیش از اجرای آزمایش، سطح بذرها با محلول ۰/۵ درصد سدیم هیپوکلریت به مدت ۲۰ ثانیه ضدعفونی و سپس با آب مقطر شستشو داده شد. آزمون جوانه‌زنی در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار اجرا شد. در هر تکرار آزمایش، ۵۰ بذر روی دولایه کاغذ صافی واتمن شماره یک در داخل پتری دیش پلاستیکی ۹ سانتی‌متری قرار گرفت و سپس کاغذهای صافی با ۷ میلی‌لیتر آب مقطر مرطوب شدند. جهت کاهش تلفات آب از طریق تبخیر در دماهای بالا، درب پتری‌دیش‌ها با پارافیلم پوشانده شد. به منظور هم‌دمایی آب مقطر با دمای انکوباتور، آب مقطر ۲۴ ساعت قبل از شروع آزمایش در انکوباتور قرار گرفت. بذرهایی که ریشه‌چه آن‌ها به‌اندازه ۲ میلی‌متر یا بیشتر خارج‌شده بود، جوانه‌زده در نظر گرفته شدند. تعداد بذرهای جوانه‌زده روزانه دومرتبه تا زمان توقف جوانه‌زنی در هر رژیم دمایی (زمانی که ۵ روز متوالی هیچ جوانه‌زنی در آن دما رخ نداد) شمارش شد.

داده‌های جوانه‌زنی تجمعی (برحسب کسر از ۱) در مقابل زمان تجمعی (برحسب ساعت) در رژیم‌های دمایی گوناگون برای تجزیه آماری استفاده شد. زمان تا رسیدن جوانه‌زنی تجمعی به کسرهای ۰/۲ (t_{20})، ۰/۵ (t_{50}) و ۰/۸ (t_{80}) از مقادیر جوانه‌زنی مشاهده شده در هر رژیم دمایی با درون‌یابی از منحنی پیشرفت این فرآیند در برابر زمان تجمعی محاسبه شد (۲۰). برای این منظور، از رویکرد زمان–رویداد[1] در برنامه نرم‌افزاری R و بسته drc استفاده شد (۲۰). سپس، داده‌های GR_g مشاهده‌شده (عکس t_g) به‌عنوان تابعی از دما به‌طور جداگانه برای هر کسر جوانه‌زنی (۰/۲، ۰/۵ و ۰/۸) ترسیم و بر این اساس رژیم‌های دمایی کمتر و بیشتر از حد بهینه توسط بازرسی بصری تفکیک شد (۴، ۸، ۱۴ و ۱۷). جوانه‌زنی بذرها درون یک جمعیت بذری به دلیل تنوع پاسخ هر بذر به دما (یا تنوع زمان جوانه‌زنی در میان بذرها در یک دمای ثابت و کل دماهای آزمایش) از یک تابع توزیع تجمعی[2] دوجمله‌ای[3] تبعیت می‌کند. ازاین‌رو، جوانه‌زنی مشاهده‌شده بر اساس تابع توزیع تجمعی توزیع نرمال برحسب قضیه حد مرکزی[4] شبیه‌سازی شد (۴). با ترکیب فرض‌های رویکرد زمان‌گرمایی چهار مدل جوانه‌زنی–گرمایی به دست آمد که با مقایسه آن‌ها زمان جوانه‌زنی وایه گل‌سفید در پاسخ به دما مدل‌سازی شد:

مدل (۱). در این مدل T_b و T_m برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد. درحالی‌که، تنوع $\theta_{T(g)}$ در دماهای بین T_b و T_o و تنوع $\theta_{Tm(g)}$ در دماهای بین T_o و T_m با استفاده از تابع توزیع احتمال نرمال توصیف شد. برحسب این رویکرد، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای بین T_b و T_o با استفاده از رابطه زیر پیش‌بینی شد:

$$p\left(\theta_{T(g)}\right)=\Phi\left[\frac{\theta_{T(g)}-\theta_{T(50)}}{\sigma_{\theta_T}}\right] \quad (۵)$$

که در این رابطه p، نسبت جوانه‌زنی بذرها در هر θ_T معین؛ Φ، تبدیل لاپلاس انتگرال یا تابع توزیع تجمعی برای توزیع نرمال استاندارد با میانگین صفر و خطای استاندارد یک؛ $\theta_{T(50)}$، میانگین توزیع نرمال (زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری در دماهای کمتر از T_o) و $\sigma_{\theta T}$، انحراف استاندارد توزیع نرمال (اندازه پراکنش توزیع $\theta_{T(g)}$) است. در دماهای بین T_o و T_m، پیشرفت دوره‌های زمانی جوانه‌زنی با رابطه (۶) پیش‌بینی شد:

$$p\left(\theta_{T_{m(g)}}\right)=\Phi\left[\frac{\theta_{T_{m(g)}}-\theta_{T_{m(50)}}}{\sigma_{\theta_{Tm}}}\right] \quad (۶)$$

که در این رابطه p، نسبت جوانه‌زنی بذرها در هر θ_{Tm} معین؛ $\theta_{Tm(50)}$، میانگین توزیع نرمال (زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری در دماهای بین T_o و T_m) و $\sigma_{\theta Tm}$، انحراف استاندارد توزیع نرمال (اندازه پراکنش توزیع $\theta_{Tm(g)}$) است. در این روابط Φ به‌صورت زیر تعریف می‌شود:

$$\Phi(x)=\frac{1}{\sqrt{2\pi}}\int_0^x e^{-\frac{t^2}{t}}\,dt \quad (۷)$$

مدل (۲). در این مدل T_b و θ_{Tm} برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد. درحالی‌که، تنوع زمان جوانه‌زنی در دماهای بین T_b و T_o به تنوع $\theta_{T(g)}$ و تنوع زمان جوانه‌زنی در دماهای بین T_o و T_m به تنوع $T_{m(g)}$ نسبت داده شد. ازاین‌رو، تنوع هردوی $\theta_{T(g)}$ و $T_{m(g)}$ با استفاده از تابع توزیع احتمال نرمال توصیف شد. در این رویکرد، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای بین T_b و T_o با استفاده از رابطه (۵) و در دماهای بین T_o و T_m با استفاده از رابطه (۸) پیش‌بینی شد:

$$p\left(T_{m(g)}\right)=1-\left[\Phi\left(\frac{T_{m(g)}-T_{m(50)}}{\sigma_{T_m}}\right)\right] \quad (۸)$$

که در این رابطه p، نسبت جوانه‌زنی بذرها در هر T_m معین؛ $T_{m(50)}$، میانگین توزیع نرمال (دمایی که در آن ۵۰ درصد از جمعیت بذری بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان می‌دهد) و σ_{Tm}، انحراف استاندارد توزیع نرمال (اندازه پراکنش توزیع $T_{m(g)}$) است.

مدل (۳). در این مدل θ_T و T_m برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد. درحالی‌که، تنوع $T_{b(g)}$ در دماهای بین T_b و T_o و تنوع $\theta_{Tm(g)}$ در دماهای بین T_o و T_m برحسب توزیع نرمال توصیف شد. در این رویکرد، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای بین T_b و T_o با استفاده از رابطه (۹) پیش‌بینی شد:

1- Event-time
2- Cumulative distribution function
3- Binomial
4- Central limit theorem

$$p\left(T_{b(g)}\right)=\Phi\left[\frac{T_{b(g)}-T_{b(50)}}{\sigma_{T_b}}\right] \tag{۹}$$

که در این رابطه p، نسبت جوانه‌زنی بذرها در هر T_b معین؛ $T_{b(50)}$، میانگین توزیع نرمال (دمایی که در آن جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری متوقف می‌شود) و σ_{Tb}، انحراف استاندارد توزیع نرمال (اندازه پراکنش توزیع $T_{b(g)}$) است. در این رویکرد، دوره‌های زمانی پیشرفت جوانه‌زنی در دماهای بین T_o و T_m با استفاده از رابطه (۶) پیش‌بینی شد.

مدل (٤). در این مدل θ_T و θ_{Tm} برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد. درحالی‌که، تنوع $T_{b(g)}$ در دماهای بین T_b و T_o و تنوع $T_{m(g)}$ در دماهای بین T_o و T_m برحسب توزیع نرمال توصیف شد. در این مدل، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای بین T_b و T_o با استفاده از رابطه (۹) و در دماهای بین T_o و T_m با استفاده از رابطه (۸) پیش‌بینی شد.

برازش مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی به داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و رویه PROC NLMIXED و به روش بهینه‌سازی پیش‌فرض Dual Quasi-Newton انجام شد. برای ارزیابی برازش مدل‌ها از شاخص ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE[1]) و برای انتخاب بهترین تابع توزیع از شاخص آکائیک (AIC[2]) استفاده شد (۳).

$$AIC=n.Ln\left(\frac{RSS}{n}\right)+2K \tag{۱۰}$$

که RSS[3] جمع مربعات باقیمانده؛ n، تعداد نمونه و k، تعداد پارامترهای مدل مورد نظر است. بهترین مدل در مقایسه مدل‌ها، مدلی است که کمترین میزان AIC محاسبه‌شده را دارا باشد.

نتایج و بحث

درصد نهایی جوانه‌زنی بذر علف‌هرز وایه گل‌سفید تحت تأثیر دماهای بین ۸ تا ۲۴ درجه سانتی‌گراد قرار نگرفت؛ متوسط جوانه‌زنی در این دماها در حدود ۱/۴۱±۹۱/۳۰ درصد بود. جوانه‌زنی نهایی این گیاه در دمای ۲۸ درجه سانتی‌گراد به ۲/۳۵±۵۴/۳۵ درصد و در دمای ۳۲ درجه سانتی‌گراد به ۱/۸۶±۱۵/۷۶ درصد رسید و درنهایت در دمای ۳۶ درجه سانتی‌گراد به‌طور کامل متوقف شد. بنابراین، داده‌های دمای ۳۶ درجه سانتی‌گراد در تجزیه آماری استفاده نشد.

پارامترهای برآورد شده با برازش مدل‌های به‌دست‌آمده از ترکیب فرض‌های رویکرد زمان‌گرمایی به داده‌های دوره‌های زمانی جوانه‌زنی تجمعی علف‌هرز وایه گل‌سفید در دماهای ثابت مختلف در جدول ۱ ارائه شده است. در مدل‌های (۱) و (۲) مقدار T_b برای کل جمعیت بذری ثابت در نظر گرفته و برآورد شد (۱/۰۶ درجه سانتی‌گراد) و تنوع زمان جوانه‌زنی میان کسرهای بذری با استفاده از دو پارامتر $\theta_{T(50)}$ (۲۷۰۸/۶۲ درجه سانتی‌گراد ساعت) و $\sigma_{\theta T}$ (۵۳۶/۴۹ درجه سانتی‌گراد ساعت) توصیف شد. با استفاده از تابع نقطه درصد[4] (یا توزیع تجمعی وارونه[5]) توزیع احتمال نرمال و این دو پارامتر (و یا پارامترهای دیگر بسته به نوع فرض انتخاب‌شده در مدل جوانه‌زنی-گرمایی) می‌توان ویژگی‌های رفتار جوانه‌زنی بذرهای این گیاه در پاسخ به دما را به‌طور کامل توضیح داد. تابع چگالی احتمال[6] زمان‌گرمایی مورد نیاز برای تکمیل جوانه‌زنی کسرهای مختلف بذری در دماهای بین T_b و T_o در شکل ۱ ارائه شده است. در اینجا، علاوه بر کسر ۵۰ درصد، مقدار θ_T برای کسرهای ۲۰ و ۸۰ درصد جوانه‌زنی نیز تعیین شد و به ترتیب معادل ۲۲۵۷/۱۰ و ۳۱۶۰/۱۴ درجه سانتی‌گراد ساعت به دست آمد (شکل ۱).

در مدل‌های (۳) و (۴) مقدار زمان‌گرمایی مورد نیاز برای تکمیل جوانه‌زنی بذرها در دماهای بین T_b و T_o ثابت بود و معادل ۲۶۷۲/۶۷ درجه سانتی‌گراد ساعت برآورد شد (جدول ۱). با استفاده از تابع توزیع تجمعی وارونه و برآورد پارامترهای میانگین و انحراف معیار توزیع T_b در داخل جمعیت بذری (جدول ۱)، مقادیر $T_{b(20)}$، $T_{b(50)}$ و $T_{b(80)}$ برای جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید به ترتیب معادل ۰/۷۰-، ۱/۰۰ و ۲/۷۱ درجه سانتی‌گراد تعیین شد (شکل ۱). در اینجا، مقدار $T_{b(80)}$ (به‌عنوان مثال) این مفهوم را می‌رساند که در دمای ۲/۷۱ درجه سانتی‌گراد ۸۰ درصد (یعنی g درصد) از جمعیت بذری قادر به جوانه‌زنی و ۲۰ درصد آن فاقد جوانه‌زنی است. این رویکرد، یعنی عدم ثبات و تنوع T_b در داخل جمعیت بذری در چندین مطالعه گزارش شده است (۱۲، ۱۴ و ۲۳).

مشابه با رویکرد مبتنی بر رگرسیون غیرخطی، در مدل‌های (۱) و (۳) مقدار T_m برای کل بذرهای جمعیت ثابت در نظر گرفته شد. بر اساس این دو مدل، مقدار T_m برای جوانه‌زنی بذر علف‌هرز وایه گل‌سفید معادل ۰/۱۷±۳۶/۰۱ درجه سانتی‌گراد برآورد شد (جدول ۱). توزیع زمان جوانه‌زنی میان کسرهای بذری در این رویکرد نتیجه تنوع $\theta_{Tm(g)}$ در دماهای بین T_o و T_m است که گستردگی آن توسط پارامتر $\sigma_{\theta Tm}$ تعیین می‌شود. بر اساس تابع توزیع تجمعی وارونه توزیع احتمال نرمال، زمان‌گرمایی مورد نیاز برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بین T_o و T_m برای کسرهای بذری ۰/۲، ۰/۵ و ۰/۸ به ترتیب معادل ۱۰۰۷/۲۶-، ۱۳۸۲/۷۰- و ۱۷۵۸/۱۴- درجه سانتی‌گراد ساعت تعیین

1- Root Mean of Squares of Error
2- Akaike Information Criterion
3- Residual Sum of Square

4- Percentage point function
5- Inverse cumulative distribution
6- Probability density function

شد (شکل ۱). در مدل‌های (۲) و (۴)، زمان‌گرمایی مورد نیاز برای تکمیل جوانه‌زنی بذرها در دماهای بین T_o و T_m ثابت و معادل ۱۱۵۵/۴۱ درجه سانتی‌گراد ساعت برآورد شد (جدول ۱). بر اساس این رویکرد، دمای بیشینه برای ۲۰ ($T_{m(20)}$)، ۵۰ ($T_{m(50)}$) و ۸۰ درصد ($T_{m(80)}$) جوانه‌زنی یا به عبارتی T_m برای ۸۰، ۵۰ و ۲۰ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی به ترتیب معادل ۳۷/۰۳، ۳۴/۵۵ و ۳۲/۰۶ درجه سانتی‌گراد ساعت تعیین شد (شکل ۱).

خروجی‌های به‌دست‌آمده از برازش مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی به داده‌های پیشرفت جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید در طی زمان در دماهای گوناگون (جدول ۱) برای محاسبه سرعت جوانه‌زنی پیش‌بینی شده برای زیرجمعیت‌های ۲۰ ($GR_{(20)}$)، ۵۰ ($GR_{(50)}$) و ۸۰ ($GR_{(80)}$) درصد (روابط (۲) و (۴)) استفاده شد (شکل ۲). همچنین، مقادیر T_o برای هر زیرجمعیت از طریق محاسبه نقطه قطع توابع پاسخ دمایی کمتر و بیشتر از بهینه تعیین شد (۸ و ۱۴). بر این اساس، مقدار T_o برای کسرهای ۲۰ ($T_{o(20)}$)، ۵۰ ($T_{o(50)}$) و ۸۰ درصد ($T_{o(80)}$) جوانه‌زنی بر مبنای مدل (۱) به ترتیب معادل ۲۵/۲۰، ۲۴/۱۶ و ۲۳/۴۸ درجه سانتی‌گراد و بر مبنای مدل (۲) به ترتیب معادل ۲۴/۸۴، ۲۴/۵۱ و ۲۳/۷۱ درجه سانتی‌گراد به دست آمد. همچنین، مقادیر $T_{o(20)}$، $T_{o(50)}$ و $T_{o(80)}$ بر مبنای مدل (۳) به ترتیب معادل ۲۵/۹۴، ۲۴/۰۴ و ۲۲/۸۱ درجه سانتی‌گراد و بر مبنای مدل (۴) به ترتیب معادل ۲۵/۵۹، ۲۴/۴۰ و ۲۳/۱۸ درجه سانتی‌گراد تعیین شد.

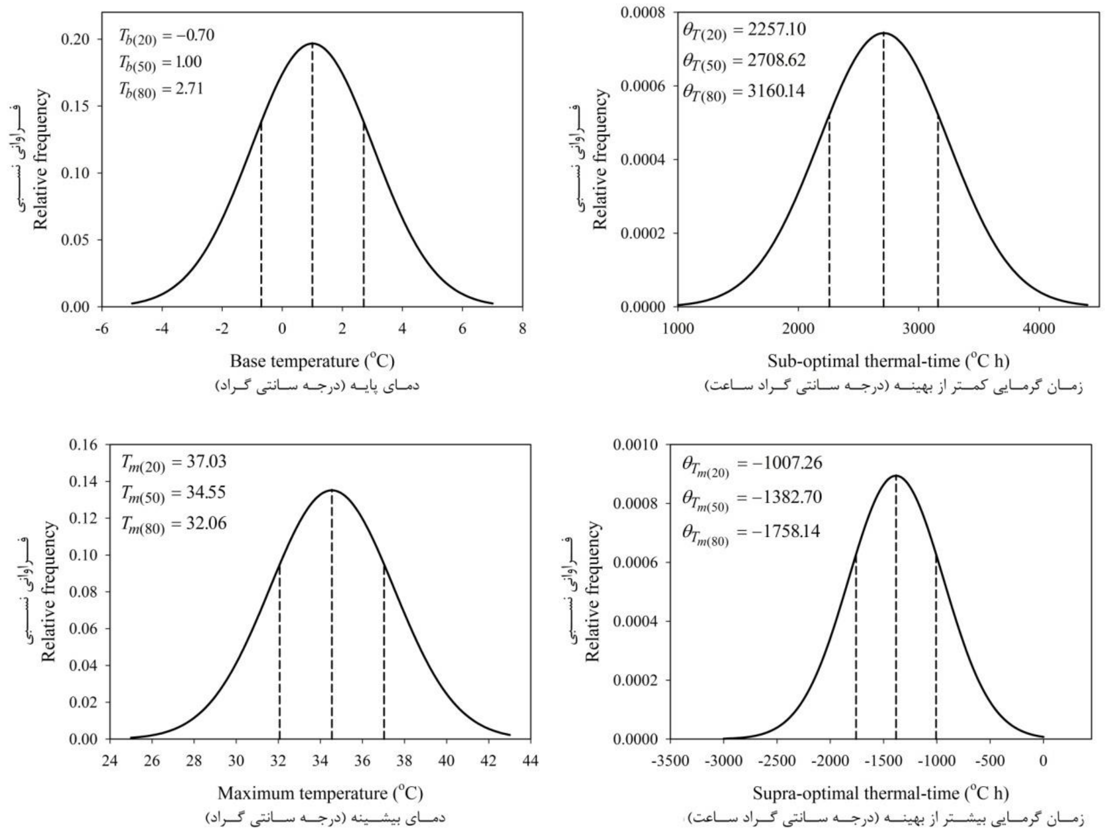
جدول ۱- برآورد پارامترهای مربوط به مدل‌های مختلف جوانه‌زنی-گرمایی برازش داده شده به دوره‌های زمانی جوانه‌زنی وایه گل‌سفید (*Ammi majus* L.) در دامنه‌ای از دماهای ثابت

Figure 1- Parameters estimates for different thermal-germination models fitted to germination time courses of bishop's weed (*Ammi majus* L.) across a range of constant temperatures

پارامترها* Parameters	برآوردها Estimates			
	مدل ۱ Model 1	مدل ۲ Model 2	مدل ۳ Model 3	مدل ٤ Model 4
T_b (˚C)	1.06±0.08	1.06±0.08	-	-
$\theta_{T(50)}$ (˚C h)	2708.62±24.17	2708.62±24.17	-	-
$\sigma_{\theta T}$ (˚C h)	536.49±12.48	536.49±12.48		
θ_T (˚C h)	-	-	2672.67±24.78	2672.67±24.78
$T_{b(50)}$ (˚C)	-	-	1.00±0.09	1.00±0.09
σ_{Tb} (˚C)	-	-	2.03±0.06	2.03±0.06
T_m (˚C)	36.01±0.17	-	36.01±0.17	-
$\theta_{Tm(50)}$ (˚C h)	-1382.70±28.66	-	-1382.70±28.66	-
$\sigma_{\theta Tm}$ (˚C h)	446.09±13.14	-	446.09±13.14	-
θ_{Tm} (˚C h)	-	1155.41±26.10	-	1155.41±26.10
$T_{m(50)}$ (˚C)	-	34.55±0.18	-	34.55±0.18
σ_{Tm} (˚C)	-	2.95±0.08	-	2.95±0.08
RMSE	0.0632	0.0596	0.0677	0.0644
AIC	-1876	-1959	-1780	-1851

* T_b= دمای پایه تمام بذرها در جمعیت (درجه سانتی‌گراد)؛ $\theta_{T(50)}$= زمان‌گرمایی مورد نیاز برای ۵۰ درصد تکمیل جوانه‌زنی جمعیت بذری در دماهای بین پایه و بهینه (درجه سانتی‌گراد ساعت)؛ $\sigma_{\theta T}$= انحراف استاندارد توزیع نرمال زمان‌گرمایی در دماهای کمتر از بهینه (درجه سانتی‌گراد ساعت)؛ θ_T= زمان‌گرمایی لازم برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بین پایه و بهینه (درجه سانتی‌گراد ساعت)؛ $T_{b(50)}$= دمای پایه برای ۵۰ درصد جوانه‌زنی جمعیت بذری (درجه سانتی‌گراد)؛ σ_{Tb}= انحراف استاندارد توزیع نرمال دمای پایه در داخل جمعیت بذری (درجه سانتی‌گراد)؛ T_m= دمای بیشینه تمام بذرها در جمعیت (درجه سانتی‌گراد)؛ $\theta_{Tm(50)}$= زمان‌گرمایی مورد نیاز برای ۵۰ درصد تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بیشتر از حد بهینه (درجه سانتی‌گراد ساعت)؛ $\sigma_{\theta Tm}$= انحراف استاندارد توزیع نرمال زمان‌گرمایی بیشتر از حد بهینه (درجه سانتی‌گراد ساعت)؛ θ_{Tm}= زمان‌گرمایی لازم برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بیشتر از بهینه (درجه سانتی‌گراد ساعت)؛ $T_{m(50)}$= دمای بیشینه مورد نیاز برای ۵۰ درصد ممانعت از جوانه‌زنی در دماهای بین بهینه و بیشینه (درجه سانتی‌گراد)؛ σ_{Tm}= انحراف استاندارد توزیع نرمال دمای بیشینه جمعیت بذری (درجه سانتی‌گراد).

*T_b= Base temperature for all seeds in the population (˚C); $\theta_{T(50)}$ = Thermal-time required to complete 50% germination in the seed population at temperatures between the T_b and the optimum temperature or T_o (˚C h); $\sigma_{\theta T}$= Standard deviation of the normal distribution of sub-optimal thermal-time (˚C h); θ_T= Thermal-time required to complete germination at temperatures between the T_b and the T_o (˚C h); $T_{b(50)}$= Base temperature for 50% germination of the seed population (˚C); σ_{Tb}= Standard deviation of the normal distribution of base temperatures in seed population (˚C); T_m= Maximum temperature for all seeds in the population (˚C); $\theta_{Tm(50)}$= Thermal-time required for 50% germination at supra-optimal temperatures (˚C h); $\sigma_{\theta Tm}$= Standard deviation of the normal distribution of supra-optimal thermal-time (˚C h); θ_{Tm}= Thermal-time required to complete germination at supra-optimal temperatures (˚C h); $T_{m(50)}$= Maximum temperature for 50% inhibition of germination at temperatures between the T_b and the T_m (˚C); σ_{Tm}= Standard deviation of the normal distribution of maximum temperatures in the seed population (˚C).



شکل ۱- تابع چگالی احتمال مقادیر پیش‌بینی شده زمان‌گرمایی کمتر از بهینه، دمای پایه، زمان‌گرمایی بیشتر از بهینه و دمای بیشینه با مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی مختلف

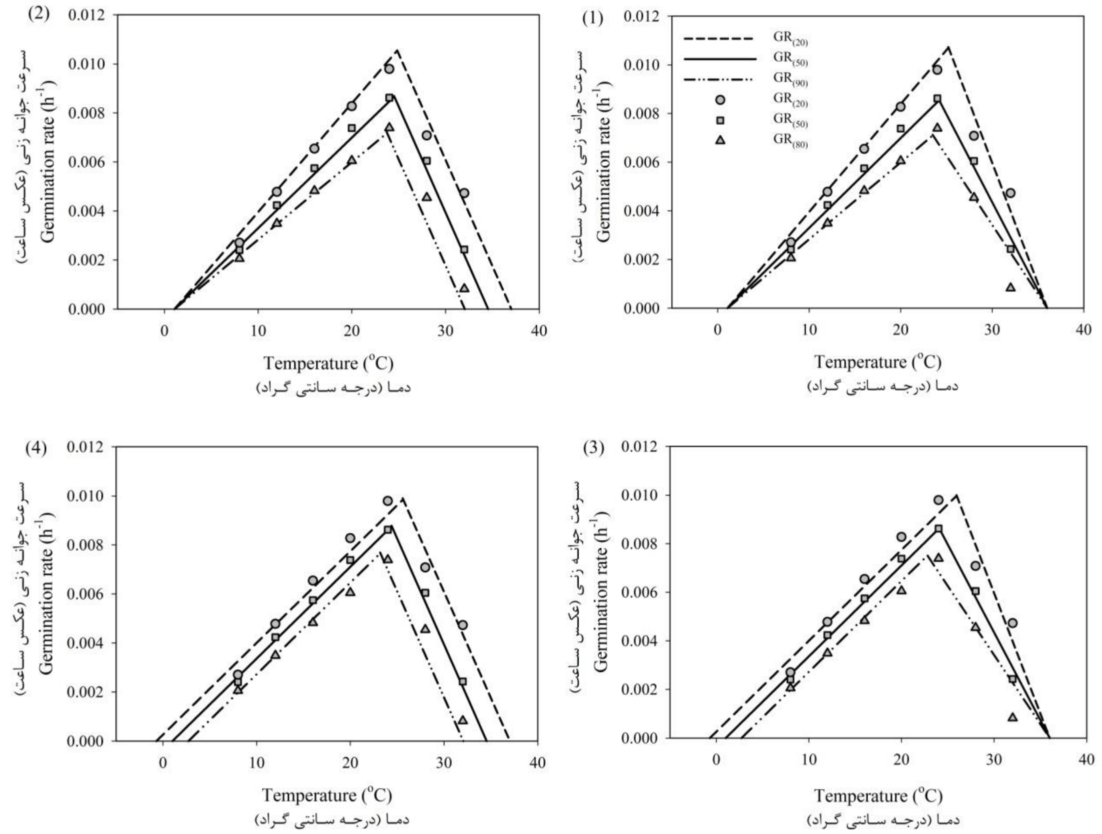
خطوط عمودی از چپ به راست مربوط به کسرهای ۲۰، ۵۰ و ۸۰ درصد جوانه‌زنی هستند.

Figure 1- Probability density function of the predicted sub-optimal thermal-time, base temperature, supra-optimal thermal-time, and maximum temperature for the different thermal-germination model

Vertical lines from left to right show fractions of 20, 50 and 80% of germination.

این نتایج به‌وضوح نشان می‌دهد که مقدار T_o به‌دست‌آمده با هر یک از چهار مدل جوانه‌زنی-گرمایی برای زیرجمعیت‌های مختلف ثابت نبود؛ T_o برای کسرهای بزرگ‌تر جوانه‌زنی کوچک‌تر بود (شکل ۲). در این راستا، وات و بلومبرگ (۲۴) در یک مقاله مروری به بررسی پاسخ GR به دما در گونه‌های گیاهی مختلف پرداختند. آن‌ها گزارش کردند که در ۲۳ مورد از ۲۹ گونه بررسی‌شده T_o در میان کسرهای بذری به نحو خاصی تغییر کرد. به‌عنوان‌مثال، T_o در ۱۵ گونه برای کسرهای بزرگ‌تر بذری کوچک‌تر بود (۲۴). درخشان و همکاران (۸) نیز یک چنین همبستگی منفی برای سه رقم از پنج رقم کلزای بهاره مطالعه شده در پژوهش خود مشاهده کردند؛ یعنی T_o برای کسرهای کوچک‌تر (بذرهایی که سریع‌تر جوانه می‌زنند) در دماهای بالاتری در مقایسه با کسرهای بزرگ‌تر بذری رخ داد.

روابط بین مقادیر $\theta_{T(g)}$ مشاهده شده و پیش‌بینی شده، $T_{b(g)}$ مشاهده شده و پیش‌بینی شده، $\theta_{Tm(g)}$ مشاهده شده و پیش‌بینی شده و $T_{m(g)}$ مشاهده شده و پیش‌بینی شده برای جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی مختلف در شکل ۳ ارائه‌شده است. واضح است که هرچه مقادیر مشاهده شده و پیش‌بینی شده به هم نزدیک‌تر باشند، آن مدل توانسته توصیف بهتری از رفتار جوانه‌زنی بذرها در پاسخ به دما ارائه دهد. بر اساس نتایج مشاهده شده، فرض ثابت بودن T_b و متنوع بودن θ_T در میان کسرهای مختلف جوانه‌زنی نسبت به فرض معکوس آن یعنی ثابت بودن θ_T و متنوع بودن T_b در داخل جمعیت بذری توانست توصیف بهتری از رفتار جوانه‌زنی بذرهای علف‌هرز وایه گل‌سفید در دماهای بین T_b و T_o ارائه دهد (شکل ۳). همچنین، در دامنه دمایی بین T_o و T_m رابطه نزدیک‌تری بین مقادیر مشاهده شده و پیش‌بینی شده $T_{m(g)}$ در قیاس با $\theta_{Tm(g)}$ وجود داشت (شکل ۳).



شکل ۲- رابطه بین مقادیر سرعت جوانه‌زنی مشاهده شده (نمادها) و پیش‌بینی شده (خطوط) با مدل‌های (۱)، (۲)، (۳) و (٤) و دما برای کسرهای ۲۰ ($GR_{(20)}$)، ۵۰ ($GR_{(50)}$) و ۸۰ درصد ($GR_{(80)}$) جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید

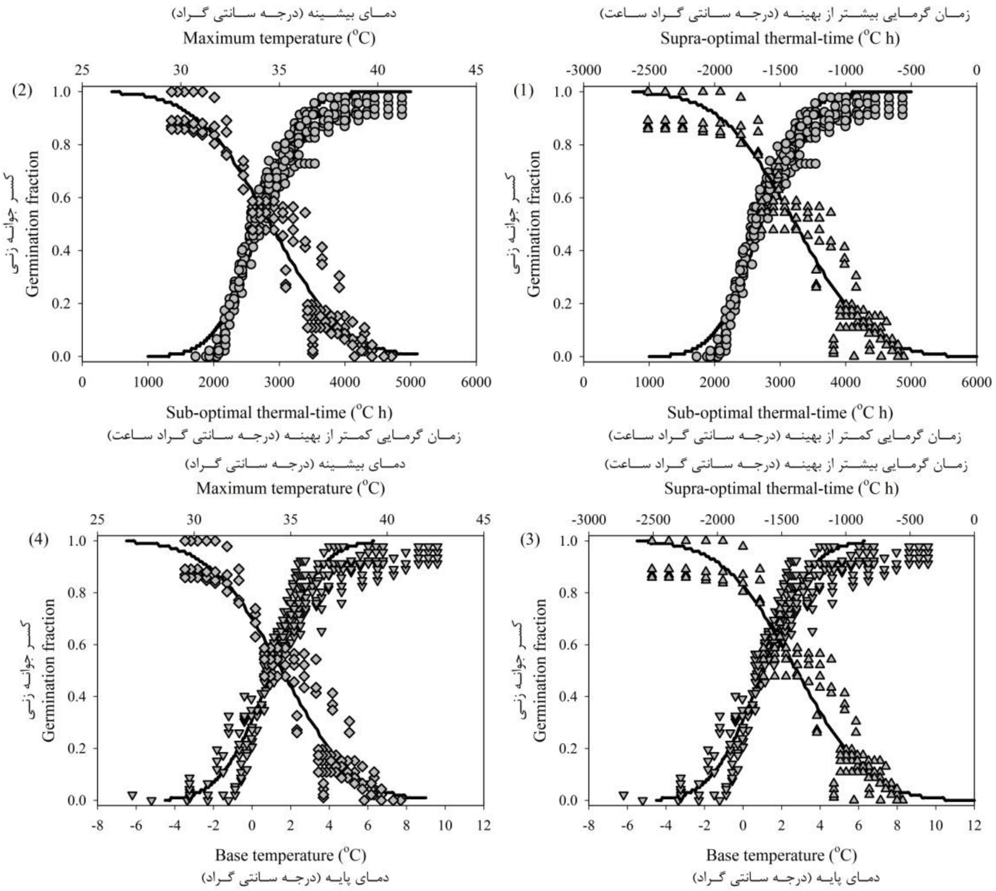
Figure 2- The relation between observed (symbols) and predicted germination rates (lines) by models (1), (2), (3) and (4) and temperature for fractions 20 ($GR_{(20)}$), 50 ($GR_{(50)}$) and 80% ($GR_{(80)}$) germination in bishop's weed (*Ammi majus* L.)

رابطه بین کسر جوانه‌زنی مشاهده شده و برازش داده‌شده با مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی مختلف در شکل ۴ ارائه شده است. هرچند که پراکندگی نقاط در اطراف خط ۱:۱ برای داده‌های مربوط به مدل جوانه‌زنی-گرمایی (۲) نسبت به سایرین اندکی کمتر بود، اما شیب رگرسیون ساده خطی برازش داده‌شده به داده‌های تمام مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی متفاوت از ۱ بود (شکل ۴). این بدان معنی است که این نوع ارزیابی معیار مناسبی برای مقایسه و تشخیص مناسب‌ترین توابع و مدل‌ها نیست. به‌هرحال، معیارهای ارزیابی نکویی برازش (RMSE و AIC؛ جدول ۱) امکان رتبه‌بندی مدل‌ها از نظر دقت برازش را فراهم آورد. بر اساس این معیارها، وقتی T_b و θ_{Tm} برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد و توزیع نرمال برای توصیف تنوع $\theta_{T(g)}$ (در دامنه دمایی بین T_b و T_o) و $T_{m(g)}$ (در دامنه دمایی بین T_o و T_m) به کار رفت، مدل برازش بهتر و دقیق‌تری به داده‌های جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید داشت (مدل جوانه‌زنی-گرمایی ۲؛ جدول ۱). برعکس، بیشترین مقادیر RMSE و AIC زمانی به دست آمد که هردوی θ_T و T_m برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد (مدل جوانه‌زنی-گرمایی ۳؛ جدول ۱).

بر اساس نتایج مشاهده شده در اینجا، دقیق‌ترین رهیافت زمان‌گرمایی برای مدل‌سازی زمان جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید در پاسخ به دماهای ثابت با فرض توزیع احتمال نرمال برای هردوی زمان‌گرمایی کمتر از بهینه و دماهای بیشینه برای جوانه‌زنی به دست آمد. بر مبنای این رویکرد، یک آستانه دمایی حداقل برای جوانه‌زنی کل بذرهای جمعیت مطالعه شده وجود داشت. درحالی‌که در دماهای بین T_o و T_m یک مقدار ثابت زمان‌گرمایی برای تکمیل جوانه‌زنی بذرها لازم بود، جوانه‌زنی هر کسر بذری معین از جمعیت مطالعه شده در دماهای بین T_b و T_o به تجمع واحدهای معین زمان‌گرمایی بستگی داشت. بر اساس نتایج به‌دست‌آمده، احتمال جوانه‌زنی هر کسر بذری معین از جمعیت مطالعه شده نتیجه ترکیب دو توزیع نرمال تجمعی برای هردوی زمان‌گرمایی کمتر از بهینه و دماهای بیشینه بود.

مشابه با نتایج به‌دست‌آمده در اینجا، درخشان و همکاران (۸) تنوع زمان جوانه‌زنی میان کسرهای بذری پنج رقم کلزای بهاره را به

تنوع $\theta_{T(g)}$ و $T_{m(g)}$ در داخل این جمعیت‌ها نسبت دادند و بر این اساس الگوهای جوانه‌زنی ارقام کلزا در پاسخ به دما را با استفاده از تابع توزیع احتمال ویبول مدل‌سازی کردند. برعکس، گزارش‌هایی در منابع موجود است که در آن‌ها از فرضیه‌های متفاوتی برای توصیف تنوع زمان جوانه‌زنی در میان کسرهای بذری در پاسخ به دما استفاده شده است (مانند: ۴، ۱۴ و ۲۳). در این میان، تنها در مطالعه چنتر و همکاران (۴) از معیارهای نکویی برازش برای انتخاب بهترین فرض‌ها جهت مدل‌سازی پاسخ جوانه‌زنی و خواب بذر علف‌هرز سنگدانه به دما استفاده شده است. در عوض، هاردگری (۱۴) و وانگ و همکاران (۲۳) این‌گونه فرض کردند که گونه‌های مرتعی و علف‌های هرز به دلیل ناهمگونی شرایط محیطی در دوره بلوغ بذرها روی گیاه مادری و همچنین تنوع ژنتیکی گسترده در داخل جمعیت‌های بذری آن‌ها دارای T_b متفاوتی هستند و بر این اساس تنوع زمان جوانه‌زنی در میان کسرهای بذری را بدون آزمون فرض‌ها و مقایسه مدل‌های زمان‌گرمایی به تنوع T_b آن‌ها نسبت دادند.



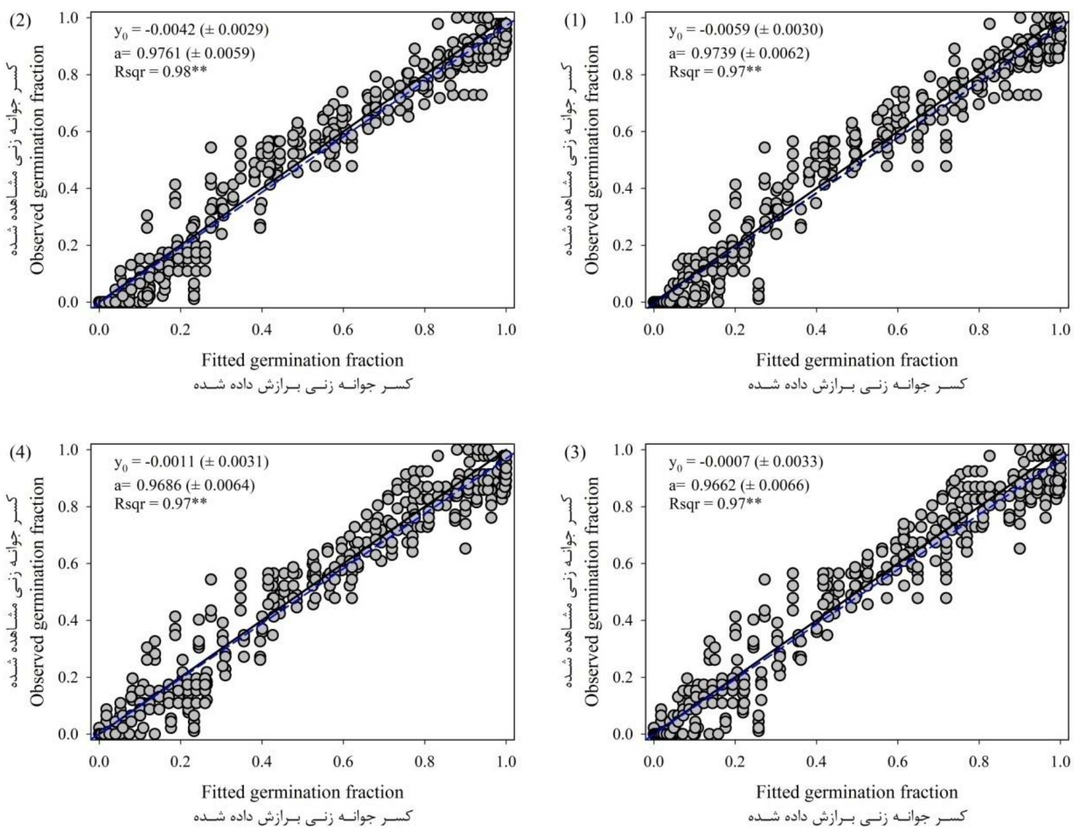
شکل ۳- روابط بین مقادیر زمان‌گرمایی کمتر از بهینه مشاهده شده (دایره) و پیش‌بینی شده، دمای پایه مشاهده شده (مثلث رو به پایین) و پیش‌بینی شده، زمان‌گرمایی بیشتر از بهینه مشاهده شده (مثلث رو به بالا) و پیش‌بینی شده و دمای بیشینه مشاهده شده (لوزی) و پیش‌بینی شده برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی (۱)، (۲)، (۳) و (٤)

Figure 3- Relationships between observed (circle) and predicted values of sub-optimal thermal-time, observed (triangle down) and predicted values of base temperature, observed (triangle up) and predicted values of supra-optimal thermal-time, and observed (diamond) and predicted values of maximum temperature for different germination fractions of bishop's weed (*Ammi majus* L.) based on the thermal-germination models (1), (2), (3) and (4)

مدل جوانه‌زنی-گرمایی ارائه شده در اینجا برخی ویژگی‌های انطباقی[1] پاسخ جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید به دمای محیط را توضیح داد. بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی در این گیاه در دامنه دمایی به نسبت بزرگی رخ داد. بر مبنای توزیع تجمعی وارونه توزیع احتمال نرمال، تنها در دماهای بالاتر از ۲۵/۴۳ درجه سانتی‌گراد (یعنی $T_{m(1)}$) احتمال وقوع بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی در بذرهای این گیاه وجود

1- Adaptive

داشت. یعنی، با افزایش هـر واحـد دمـا از ایـن حـد ممکـن اسـت از جوانه‌زنی بذر و سبز شدن گیاهچه کسری از جمعیت موجود در بانـک بذر این گیاه در خاک ممانعت شود. این ممانعت ممکن است به‌صورت بازدارنـدگی گرمـایی موقـت (Thermoinhibition) و یـا بـه‌صـورت خواب گرمایی (Thermodormancy) رخ دهد (۶). هر یک از این دو نوع بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی می‌توانند برای گیاه بـه‌عنـوان یـک راهبرد انطباقی در نظر گرفته شوند. این راهبرد بذرها را قادر می‌سـازد تا هنگامی‌که دما از حد بهینه فراتر رفت، جوانه‌زنـی نداشـته باشـند و ازاین‌رو تا زمانی که شرایط محیطی برای جوانه‌زنی و رشد بعدی آن‌ها مطلوب نشود قادر به حیات و جوانه‌زنی باقی بماند. پاسـخ بازدارنـدگی گرمایی جوانه‌زنـی بـذر اغلـب بـا چرخـه زنـدگی سـالانه متـداول در اقلیم‌های مدیترانه‌ای با زمستان‌های مرطوب و تابستان‌های خشک در ارتباط است (۱۸). در این مناطق، جوانـه‌زنـی بـذرهایی کـه در اوایـل تابستان ریزش می‌کنند تا فرارسیدن دماهای خنـک‌تـر و بـارش‌هـای مطمئن‌تر فصل پـاییز بـه تـأخیر مـی‌افتـد (۶). بنـابراین، ایـن پاسـخ بازدارندگی جوانه‌زنی نوعی تطبیق‌پذیری اکولوژیکی محسوب می‌شود و می‌تواند به بقاء بذر این علف‌هرز تحت شرایط متغیر دمای خـاک در طی فصل تابستان و ظهور آن در فصل پاییز کمک کند.



شکل ٤- کسر جوانه‌زنی مشاهده شده (نمادها) در مقابل مقادیر پیش‌بینی شده با برازش مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی (۱)، (۲)، (۳) و (٤) به داده‌های پیشرفت جوانه‌زنی بذر وایه گل‌سفید در طی زمان در رژیم‌های دمایی گوناگون

خط توپر نشان‌دهنده خط ۱:۱ و خط بریده‌بریده مربوط به برازش رگرسیون ساده خطی به داده‌ها است.

Figure 4- Observed germination fraction (symbols) versus predicted values by the fitting of thermal-germination models (1), (2), (3) and (4) to data of bishop's weed (*Ammi majus* L.) seed germination progress over time in various temperature regimes

The solid line represents 1:1 line and dashed line show simple linear regression fitted to data.

درمجموع، ارزیابی فرض‌های رویکرد زمان‌گرمایی نشـان داد کـه وقتی T_b و θ_{Tm} برای کل جمعیت بـذری ثابـت فـرض شـد و توزیـع نرمال برای توصیف تنوع $\theta_{T(g)}$ در دماهای بین T_b و T_o و تنوع $T_{m(g)}$ در دماهای بیشتر از T_o بکار رفت، مدل برازش بهتر و دقیـق‌تـری بـه دوره‌های زمانی جوانه‌زنی علف‌هرز وایه گل‌سفید در پاسخ به دماهـای ثابت داشت. پس از این رویکرد، مدل‌های جوانـه‌زنـی-گرمـایی (۱) و (۴) برازش نسبتاً مناسبی به داده‌های جوانه‌زنی ایـن گونـه علـف‌هـرز ارائه دادند. این بدان معنی است که چنانچه حتـی فـرض شـود تنـوع

زمان جوانه‌زنی در داخل جمعیت بذری گونه‌های علف‌هرز ناشی از تنوع T_b در میان بذرهای آن‌هاست، مدل جوانه‌زنی-گرمایی (۴) می‌تواند توصیف نسبتاً خوبی از این رفتار ارائه دهد. به‌هرحال، آستانه‌های گرمایی که در این مطالعه برای علف‌هرز وایه گل‌سفید تعیین شد مقادیر اولیه مورد نیاز برای پیش‌بینی زمان از شروع آبنوشی تا خروج ریشه‌چه از بذر آن را در اختیار قرار می‌دهد. برای پیش‌بینی دقیق سبز شدن این گیاه می‌توان زمان‌گرمایی مورد نیاز برای طی شدن این مرحله نموی را به مقدار لازم برای رشد طولی محور زیر لپه از هر سانتی‌متر از عمق خاک اضافه کرد.

منابع

1- Bewley J.D., Bradford K.J., Hilhorst H.W.M., and Nonogaki H. 2013. Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy. Springer, New York.
2- Bradford K.J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. Weed Science 50: 248–260.
3- Burnham K.P., and Anderson D.R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer, New York.
4- Chantre G.R., Batlla D., Sabbatini M.R., and Orioli G. 2009. Germination parameterization and development of an after-ripening thermal-time model for primary dormancy release of *Lithospermum arvense* seeds. Annals of Botany 103: 1291–1301.
5- Derakhshan A., Bakhshandeh A., Siadat S.A., Moradi-Telavat M.R., and Andarzian S.B. 2018a. Application of thermal-time concept to modeling oilseed rape (*Brassica napus* L.) seed germination response to temperature. Iranian Journal of Field Crops Research 16: 153–164. (In Persian with English abstract)
6- Derakhshan A., Bakhshandeh A., Siadat S.A., Moradi-Telavat M.R., and Andarzian S.B. 2018b. Quantification of thermoinhibition response of seed germination in different oilseed rape cultivars. Environmental Stresses in Crop Sciences 11: 459–469. (In Persian with English abstract)
7- Derakhshan A., Bakhshandeh A., Siadat S.A., Moradi-Telavat M.R., and Andarzian S.B. 2018c. Comparison of probability distribution functions in thermal-time models for modeling of spring oilseed rape germination to temperature. Iranian Journal of Field Crop Science 41: 81–98. (In Persian with English abstract)
8- Derakhshan A., Bakhshandeh A., Siadat S.A., Moradi-Telavat M.R., and Andarzian S.B. 2018d. Quantifying the germination response of spring canola (*Brassica napus* L.) to temperature. Industrial Crops and Products 122: 195–201.
9- Derakhshan A., and Gherekhloo J. 2014. Study on some ecological aspects of Cutleaf groundcherry (*Physalis angulata* L.) seed germination and dormancy. Journal of Plant Protection 28: 416–424. (In Persian with English abstract)
10- Derakhshan A., Gherekhloo J., Ribas A.V., and Rafael D.P. 2014. Quantitative description of the germination of Littleseed Canarygrass (*Phalaris minor*) in response to temperature. Weed Science 62: 250–257.
11- Derakhshan A., Siadat S.A., Bakhshandeh A., Moradi-Telavat M.R., and Andarzian S.B. 2019. Estimation of thermal thresholds for seedling emergence of spring canola in the field. Iranian Journal of Field Crop Science 50: 59–69.
12- Forcella F., Benech Arnold R.L., Sanchez R., and Ghersa C.M. 2000. Modeling seedling emergence. Field Crops Research 67: 123–139.
13- Ghaderi-Far F., Soltani A., and Sadeghipour H.R. 2009. Evaluation of nonlinear regression models in quantifying germination rate of medicinal pumpkin (*Cucurbita pepo* L. subsp. Pepo. *Convar.* Pepo var. *styriaca* Greb), borago (*Borago officinalis* L.) and black cumin (*Nigella sativa* L.) to temperature. Journal of Plant Production 16: 1–19. (In Persian with English abstract)
14- Hardegree S.P. 2006. Predicting germination response to temperature. III. Model validation under field-variable temperature conditions. Annals of Botany 98: 827–834.
15- Kamkar B., Jami Al-Alahmadi M., Mahdavi-Damghani A., and Villalobos F.J. 2012. Quantification of the cardinal temperatures and thermal time requirement of opium poppy (*Papaver somniferum* L.) seeds to germinate using non-linear regression models. Industrial Crops and Products 35: 192–198.
16- Mesgaran M.B., Onofri A., Rahimian Mashhadi H.R., and Cousens R.D. 2017. Water availability shifts the optimal temperatures for seed germination: A modelling approach. Ecological Modelling 351: 87–95.
17- Mesgaran M.B., Rahimian Mashhadi H.R., Alizadeh H., Ohadi S., and Zare A. 2014. Modeling the germination responses of wild barley (*Hordeum spontaneum*) and littleseed cannary grass (*Phalaris minor*) to temperature. Iranian Journal of Weed Science 9: 105–118. (In Persian with English abstract)
18- Nascimento W.M., Huber D.J., and Cantliffe D.J. 2013. Carrot seed germination and respiration at high temperature in response to seed maturity and priming. Seed Science and Technology 41: 164–169.
19- Nemati F., Eslami Jadidi B., and Talebi darabi M. 2013. Cytotoxicity effects of bishops flower (*Ammi majus*)

extract on the cancer cell lines Hela and MCF-7. journal of Animal Biology 5: 59–67.
20- Onofri A., Benincasa P., Mesgaran M.B., and Ritz C. 2018. Hydrothermal-time-to-event models for seed germination. European Journal of Agronomy 101: 129–139.
21- Soltani A., Robertson M.J., Torabi B., Yousefi-Daz M., and Sarparast R. 2006. Modelling seedling emergence in chickpea as influenced by temperature and sowing depth. Agricultural and Forest Meteorology 138: 156–167.
22- Zhang H., McGill C.R., Irving L.J., Kemp P.D., and Zhou D. 2012. A modified thermal time model to predict germination rate of ryegrass and tall fescue at constant temperatures. Crop Science 53: 240–249.
23- Wang R., Bai Y., and Tanino K. 2004. Effect of seed size and sub-zero imbibitions temperature on the thermal time model of winterfat (*Eurotia lanata* (Pursh) Moq.). Environmental and Experimental Botany 51: 183–197.
24- Watt M., and Bloomberg M. 2012. Key features of the seed germination response to high temperatures. New Phytologist 196: 332–336.
25- Watt M.S., Xu V., and Bloomberg M. 2010. Development of a hydrothermal time seed germination model which uses the Weibull distribution to describe base water potential. Ecological Modelling 221: 1267–1272.

Journal of Plant Protection
Vol. 34, No. 1, Spring 2020, P. 99-111

نشریه حفاظت گیاهان (علوم و صنایع کشاورزی)
جلد ۳۴، شماره ۱، بهار ۱۳۹۹، ص. ۱۱۱-۹۹

Modeling the Germination Timing of Bishop's Weed (*Ammi majus* L.) in Response to Temperature

M.R. Moradi-Telavat[1*]- S.A. Siadat[2]- A. Derakhshan[3]- S. Safarkhanzadeh[4]

Received: 31-07-2019
Accepted: 24-02-2020

Introduction: After moisture, temperature is the main driving force affecting seed germination. Population-based models are useful tools for describing and predicting germination in relation to time and temperature. These models estimate the thermal thresholds for seed germination, taking into account both the speed and final percentage of germination in different temperature regimes. The population-based approach has been widely used to model the thermal response of various plant processes such as germination and dormancy of seeds as well as seedling emergence in the field. However, the assumptions of this approach on the germination of seeds of some plant species, especially weeds, are not always correct. Therefore, in this research, the accuracy of prediction of different thermal-time approaches for modeling the germination time courses of bishop's weed (*Ammi majus* L.) in response to constant temperature regimes was evaluated. Bishop's weed was selected because there are no reports regarding the germination response thresholds of this species to temperature in the scientific resources.

Materials and Methods: Experiment was conducted at the Seed Technology Laboratory of Agricultural and Natural Resources University of Khuzestan in November 2017. In this study, germination response of bishop's weed was evaluated at different constant temperatures. The seeds of bishop's weed were collected from the margins of several wheat fields at the time of their natural dispersal in June 2014. The seeds of bishop's weed were incubated in the dark using incubators with controlled environments at eight constant temperatures of 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32 and 36 ºC with a range of ±0.2 ºC. These temperature regimes cover both the sub- and supra-optimal temperature ranges. The trial was performed in a completely randomized design with four replications. The germinated seeds (criterion, radicle protrusion of > 2 mm) were counted and removed at frequent time intervals. The event-time approach (package drc in R environment software) was applied to determine the time taken for cumulative germination to reach subpopulation percentiles of 20, 50 and 80% of maximum in each temperature regimes. Experimentally obtained cumulative-germination curves were used to perform a non-linear regression procedure to assess the relative accuracy of different thermal-germination models in predicting germination response under constant incubation temperatures. Assessment of goodness-of-fit was performed by the Akaike information criterion (AIC).

Results and Discussion: The values of RMSE and AIC showed that the model had better and more accurate fit to bishop's weed germination data when the T_b (base temperature) and θ_{Tm} (thermal-time required to complete germination at temperatures greater than optimal (T_o)) were assumed to be constant for the whole seed population, and Normal distribution was used to describe the variation in $\theta_{T(g)}$ (thermal-time required to complete the germination of each given seed fraction at a temperatures between the T_b and T_o) and $T_{m(g)}$ (maximum temperature (T_m) for seed thermo-inhibition of given fraction *g* at temperatures between the T_o and T_m). Based on this approach, the T_b and θ_{Tm} for this plant were estimated to be 1.06 ºC and 1155.41 ºC h, respectively. The values of θ_T and T_m for seed fraction of 50% ($\theta_{T(50)}$ and $T_{m(50)}$) were determined as 2708.62 ºC h and 34.55 ºC, respectively. The value of T_o was not constant for different germination fractions ($T_{o(g)}$), and for fraction 50% ($T_{o(50)}$) was determined to be 24.51 ºC. Thermal–time analysis is considered by many researchers to have physiologically and ecologically relevant parameters and, in its standard form, provides several useful indices of seed germination behavior in response to temperature. Despite its popularity, the generality of its assumptions has not been examined systematically. If these assumptions do not hold, at least approximately, in a particular situation, misleading interpretations can easily arise. The thermal-germination model presented here explained some of the adaptive characteristics of the germination response of bishop's weed to ambient temperature. Seed thermo-inhibition in this weed species occurred at temperatures beyond 25.43 ºC. In other words, the seeds of bishop's weed do not germinate when temperature will exceed this limit and thus remaining capable of

1 and 2- Associate Professor and Professor, Department of Plant Production and Genetics Engineering, Agricultural Sciences and Natural Resources University of Khuzestan, respectively.
(*- Corresponding Author Email: moraditelavat@asnrukh.ac.ir)
3 and 4- Ph.D. and M.Sc. in Agronomy, Agricultural Sciences and Natural Resources University of Khuzestan, respectively.

germinating until the environmental conditions change.

Conclusion: In summary, in this study, the thermal thresholds for seed germination of bishop's weed were identified. Our results showed that the T_b was constant for the whole seed population. The thermal-germination model described here gave an acceptable explanation of the observed seed germination patterns. Almost all the concepts and mathematical models described in this study can be applied to modeling seedling emergence in the field.

Keywords: Base temperature, Cumulative distribution function, Inverse cumulative distribution, Maximum temperature, Normal distribution